DOI:10.11931/guihaia.gxzw202402021

稀有濒危植物贵州红山茶的种群空间格局及关联性研究

唐凤[1,2]，李媛媛[2]，杨乃坤[3*]，周泉[4]，刘海燕[2]，邹天才[5]

（1. 贵州省黔东南苗族侗族自治州气象局，贵州 凯里 556000；2. 贵州省植物园，贵阳 550004；3. 贵阳中雄林业生态工程勘察设计有限公司，贵阳 550004；4. 贵阳市观山湖区城市园林绿化建设管理处，贵阳 550081；5. 贵州科学院，贵阳 550001）

摘　要：贵州红山茶（*Camellia kweichowensis*）系山茶属下接受物种名称滇山茶（*Camellia reticulata*）的异名，是贵州省自然分布的重点保护野生植物，物种稀有濒危，探究其种群空间分布格局及关联性特征对加强生物多样性保护利用和研究植物种群发育演替机制具有重要意义。该研究基于实地踏查基础上，采用成对相关函数 $g(r)$对种群各生长阶段植株分布特点及关联性进行点格局分析。结果表明：（1）贵州红山茶种群各发育阶段植株在较小尺度下皆为集群分布，随着研究尺度的增加，个体间聚集程度逐步降低，呈现出由集群分布逐渐转变为随机分布的趋势，具有显著小尺度聚集、大尺度随机的基本特征。（2）小尺度下，植株相互庇佑提高种群存活率，种群各相邻年龄阶段植株均表现出正相关，随着尺度增大相关性逐渐减弱并走向负相关关系；中－大尺度下，中龄、成年植株抑制林下更新以保障其生长优势。物种发育原始、生境资源竞争压力大、种内自疏牵制性强及生境干扰等因素，是贵州红山茶种群难于扩散而呈狭窄分布特征和物种稀有濒危的重要原因。因此，改善自然分布种群生境条件、适当的疏林结构调整以及物种迁地保育和育苗回归栽培是保障贵州红山茶种群稳定繁衍的关键。研究结果可为贵州红山茶植物资源有效保护与创新利用提供种质基础及科学依据。

关键词：贵州红山茶，稀有濒危植物，种群分布格局，空间关联性，成对相关函数

中图分类号：Q948　　　　**文献标识码：**A　　　　**文章编号：**

Population spatial patterns and association of rare and endangered plant *Camellia kweichowensis*

TANG Feng[1,2] , LI Yuanyuan[2] , YANG Naikun[3*] , ZHOU Quan[4] , LIU Haiyan[2] , ZOU Tiancai[5]

(1. *The Meterological Bureau of Qiandongnan Miao and Dong Autonomous Prefecture*, Kaili 556000, Guizhou, China; 2. *Guizhou Botanical Garden*, Guiyang 550004, China; 3. *Guiyang Zhongxiong Forestry Ecological Engineering Investigation & Design Co., Ltd.*, Guiyang 550004, China; 4. *Guiyang Guanshan Lake District Urban Landscaping Construction Management Office*, Guiyang 550004, China; 5. *Guizhou Academy of Sciences*, Guiyang 550001, China)

Abstract: *Camellia kweichowensis* in taxonomy is already confirmed to be the same as *Camellia reticulata, it is* a key protected wild plants distributed naturally in Guizhou Province, the species is rare and endangered. It is of great significance to explore the spatial distribution pattern and correlation characteristics of the population to strengthen the utilization of biodiversity conservation and study the succession mechanism of its population developmental and succession. Based on the investigation of *C. kweichowensis*, its spatial pattern and intra-population correlation at different growth stages were investigated with the pairwise correlation function $g(r)$. The results were as follows: (1) The distribution of plants at all stages of *C. kweichowensis* population was clustered at small spatial scales, but with the research scale increased, the degree of aggregation between individuals gradually decreased, showing a changing trend from aggregated distribution to randomly distribution, with significant basic characteristics of a small-scale clustered and large-scale randomness. (2) At small scale, the plants protected each other to improve the survival rate of population, and the plants at adjacent ages show a positive correlation; with the increase of the scale, the correlation gradually weakened and turned to be a negative correlation; at the

基金项目：国家自然科学基金项目（32160095）；贵州省科技支撑项目（黔科合支撑〔2022〕一般 203）。

第一作者：唐凤（1997—），硕士，助理工程师，研究方向为生态学，(E-mail) 1416744341@qq.com。

***通信作者：**杨乃坤，硕士，工程师，研究方向为植物生态学，(E-mail) 373893901@qq.com。

medium-large scale, the middle-aged and adult plants inhibited the underforest renewal to guarantee the population growth advantage. The primitive growth habits and development character of *C. kweichowensis* species, high competition pressure of habitat resources, strong self-thinning and habitat interference were the major reasons why the population is difficult to spread out and shows a very narrow distribution characteristics naturally, all together makes the species rarely and endangered. Therefore, the research suggests that in order to ensure *C. kweichowensis* population stably growth and health development the key factors are to improve the situ growth conditions, adjust the sparse forest structure appropriately, and migrate the species for ex-situ conservation and artificially bring up seedlings and re-cultivation. The research provides germplasm and scientific bases on efficiently protection of *C. kweichowensis* and innovative utilization of its plant resources.

Key words: *Camellia kweichowensis*, rare and endangered plant, population distribution pattern, spatial correlation, pairwise correlation function

种群空间格局是指个体在其生活空间的位置分布状态和布局特点，是由植物种群生物学特性、种内种间相互作用以及外部环境因子共同作用的结果（王本洋和余世孝，2005；崔玉华等，2021），种群空间分布格局不仅是植物群落构建的基本要素，同时也能直观反映其个体分布状况和种群动态发展规律（邱婧等，2022）。在研究种群竞争关系、干扰机制以及生境异质性等方面具有重要意义（张健等，2007；何春梅等，2021）。大量研究表明，点格局分析能够有效地揭示种群在不同尺度下的分布格局，较为真实地反映种群个体分布格局的过程及其特征属性值（McIntire ＆ Fajardo, 2009; Brown et al., 2011; Wiegand ＆ Moloney, 2012），是当前时期种群生物学基础研究的重要方法（Baddeley et al., 2015; 马志波等，2017）。近年来，诸多学者采用点格局方法，研究了群落优势植物锐齿槲栎、青冈（邱婧等，2022；盘远方等，2023），濒危植物单性木兰、红花瘤果茶（郭米香等，2019；汪国海等，2021）等植物种群的空间分布格局及物种生态学特征；不少研究者发现了植物种群空间尺度的差异、干扰强度的变化（王子纯等，2022）、不同物种特性（陈材等，2024）以及生境类型（李苏等，2022）等因素作用均会对植物种群的空间分布格局产生影响。

贵州红山茶(*Camellia kweichowensis*)系山茶科植物在系统发育上较为原始的种类，小乔木，高4～5 m，花红色至粉色、花冠 8～15 cm，嫩枝无毛，老枝灰白色。叶革质、发亮、无毛，长 6～10 cm，宽 3～4 cm，先端略尖或渐尖，基部阔楔形或近圆形，侧脉 6～7 对，边缘有细锯齿，叶柄长 8～12 mm，显著进化特征为子房 5 室或 3～4 室变异，是山茶属红山茶组中少有的子房 5 室代表物种（张宏达，1998）。该物种在 *Flora of China*（Min Tianlu ＆ Bartholomew，2008）和《物种 2000/中国生物物种名录》[中国科学院生物多样性委员会（BC-CAS），2024]的分类系统中，归并于山茶属下接受物种名称滇山茶（*Camellia reticulata*）的异名。基于其植物资源区域特色和形态生物学特征优势是物种多样性保护方面的重点要求（洪德元，2016），以及贵州红山茶是稀有分布于贵州省九龙山森林公园及其附近区域的珍稀濒危植物（陈志萍等，2008），已入选贵州省重点保护野生植物名录（贵州省人民政府网，2023），探究其种群空间分布格局及关联性特征对加强生物多样性保护具有现实意义，可为研究其种群形成机制、制定物种保护措施奠定科学基础。目前关于贵州红山茶的研究仅限于物种资源现状调查研究（安明态，2005），以及部分学者对其生物学特性、种苗繁育和生境土壤性质（陈志萍，2008；胡光平等，2013）等方面的研究，而在种群生态特征方面的研究却寥寥无几，有关其种群发育演变机制及种内关联性问题尚不明确。因此本研究立足于贵州红山茶自然分布的实际情况，以贵州省贵阳市九龙山森林植被区为研究区域，采用成对相关函数 $g(r)$，结合完全随机模型（complete spatial randomness, CSR）和异质泊松模型（Heterogeneous Poisson, HP）检验，分别对各龄级空间分布及种内关联性进行点格局分析，旨在深入解析和明确贵州红山茶自然分布的种群空间格局及其关联性特征，揭示其种群分布及种群生长对其自然生态环境的响应机制，以为贵州红山茶物种资源保护利用提供科学参考。

1 研究区样地调查和研究方法

1.1 研究区概况及样地调查

选择贵州省贵阳市九龙山自然植被区和宝塔山天然林保护区为研究区域（图 1），该区地处苗岭山脉北侧，以中山地貌为主，山高谷深地势起伏大，海拔 1 192～1 762 m，具有典型的亚热带季风湿润气候特点，气候季节性突出。土壤主要由黄壤、黄棕壤及石灰土三大土壤类型构成，土壤层厚度通常介于 40～60 cm 之间，呈弱酸性（pH 值 4.5～6.0），以常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、

针叶阔叶混交林以及灌丛等天然次生植被为主，伴有少量人工针叶林，植被次生性突出，伴生植物种类多样。贵州红山茶天然种群植株单生或丛生，常分布在复杂森林垂直结构中的小乔木层、亚乔木层及灌木层等，常作为建群种或伴生种参与群落构建与演替，在常绿落叶阔叶混交林和次生林中具有明显优势。

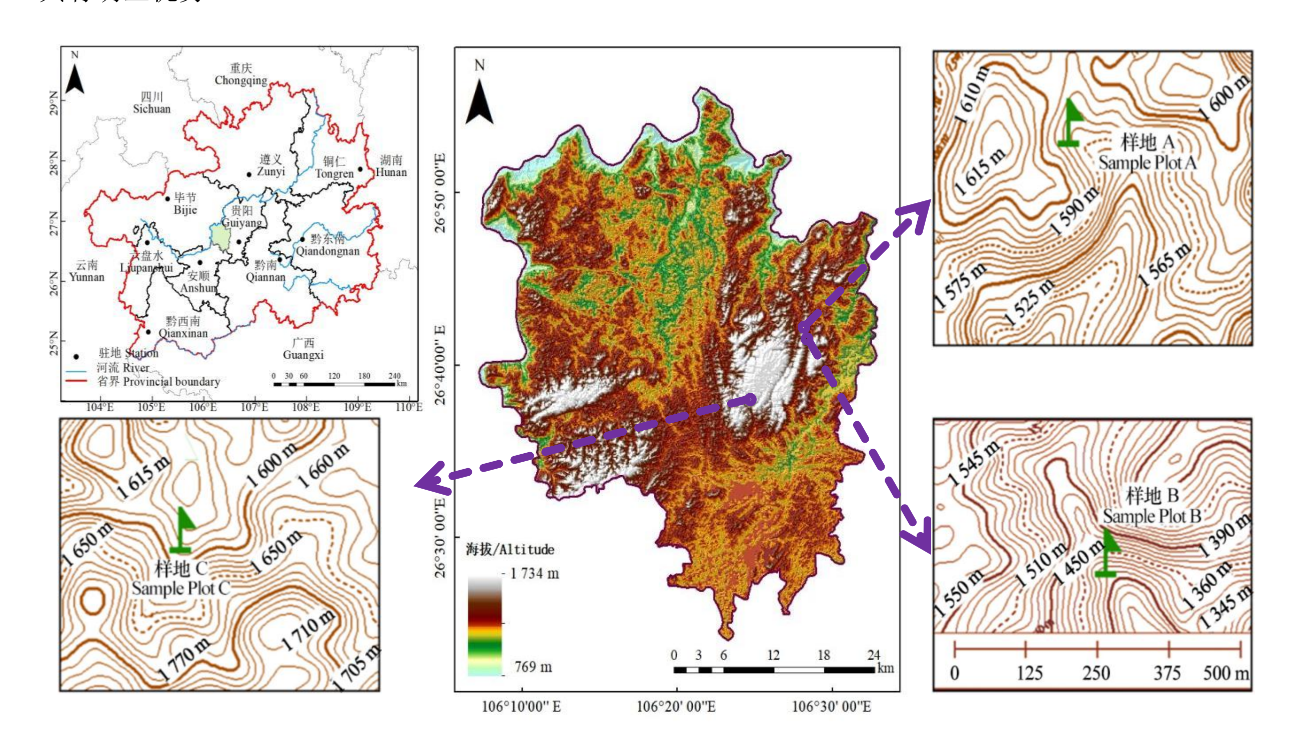


图 1 贵州红山茶自然分布区地理概况图

Fig. 1 Geographical map for natural distribution areas of *Camellia kweichowensis*

在对研究区充分实地踏查基础上，依据远离林缘，不跨越小河及道路的原则（谢锭淇等，2022），考虑到贵州红山茶种群数量的稀少及其分布相对集中，在研究区内选择分布较为集中、具有一定代表性的林区，采用样方法（李苑菱等，2017），设置 3 个 30 m × 30 m 的标准样地，调查记录样地的海拔高度、经纬度、伴生植物组成等生境特征值（表 1）。为更充分地采集数据和减少误差，把 30 m × 30 m 的标准样地等分成 9 个 10 m × 10 m 的样方，以 10 m × 10 m 的小样方为基础，对样地内贵州红山茶植株进行每木检尺，记录植株的基径数据。以小样方水平数值为横轴、垂直数值为纵轴建立直角坐标系，测量样地内贵州红山茶个体的空间相对坐标距离，坐标值以距离（m）表示，绘图分析其种群植株地理空间分布特征。

表 1 贵州红山茶自然分布区样地的调查分析

Table 1 Survey and analysis of the natural distribution areas of *Camellia kweichowensis*

样地编号 Sample number	调查地点 Location	经纬度 Longitude and latitude	中心海拔 Center altitude(m)	坡向 Aspect	坡位 Slope position	坡度 Slope	主要伴生植物 Major companion plant
A	高规 Gaogui	106°28′51″ E 26°40′12″ N	1 588	NW-SE	上坡 Uphill slope	32° 陡坡 Abrupt slope	蕨类（pteridophyte sp.）、华山松（*Pinus armandii*）、马尾松（*Pinus massoniana*）、柳杉（*Cryptomeria japonica*）、枫香（*Liquidambar formosana*）、山矾（*Symplocos sumuntia*）、光皮桦（*Betula luminifera*）、贵州连蕊茶（*Camellia costei*）、青冈栎（*Cyclobalanopsis glauca*）、野茉莉（*Styrax*

							japonicus)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)等。
B	烂泥沟 Lannigou	106°28′52″ E 26°39′57″ N	1 454	W-E	中下坡 Middle and lower slope	41° 险坡 Risk slope	青冈栎、山矾、枫香、蓝果树(*Nyssa sinensis*)、野茉莉、光皮桦、华山松、马尾松、箭竹(*Fargesia spathacea*)等。
C	宝塔山 Baotashan	106°24′51″ E 26°39′22″ N	1 636	E-W	全坡 Whole slope	36° 急坡 Steep slope	华山松、杉木、光皮桦、山矾、贵州连蕊茶、悬钩子蔷薇(*Rosa rubus*)、野山楂(*Crataegus cuneata*)、箭竹、蕨类等。

1.2 数据处理

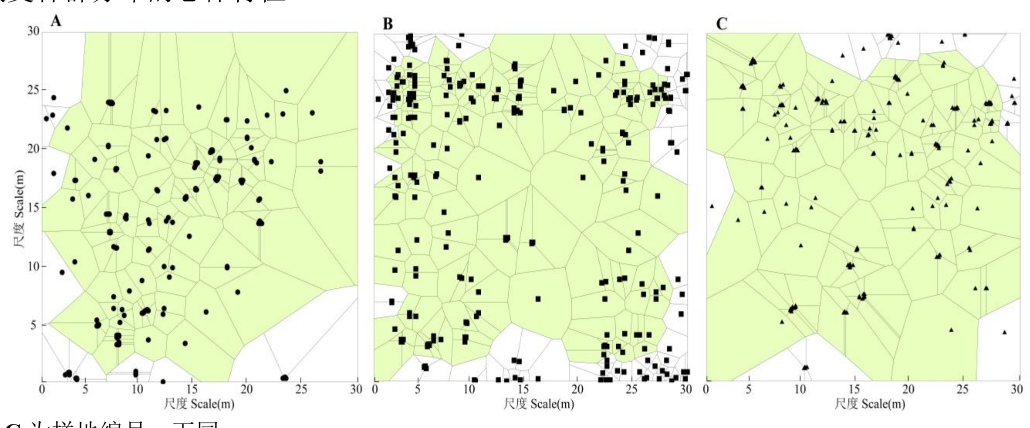
本研究根据贵州红山茶植株生长特性及样地调查数据，将贵州红山茶划分为 3 个发育阶段（样地内贵州红山茶平均胸径为 3.17 cm，最大值为 13.9 cm），即基径值 DBH＜1 cm 为幼苗植株，1 cm ≤DBH＜6 cm 为中龄植株，DBH≥6 cm 为成年植株。考虑到贵州红山茶种群样本量的稀有性，数据通过 Excel 进行初步整理后，利用 ArcGIS 构建林木 Voronoi 图，同时基于距离缓冲区法将原样地 4 条边均向内缩进 2 m 的区域作为缓冲区消除边缘的影响（李际平等，2014；刘帅等，2017），分析各样地 Voronoi 图信息（表 2）并绘制其种群边缘矫正图（图 2），采用 R 4.0.5 软件中“Spatstat”程序包对校正样地内数据进行点格局分析处理，然后采用 Origin 2018 进行绘图。

表 2 样地 Voronoi 图信息

Table 2 Information of Voronoi diagram in the plot

样地编号 Sample number	未校正数据 No corrected data				校正数据 Correction data				
	林木总数 Tree numbers	幼苗 Seedling	中龄植株 Middle-aged plant	成年植株 Adult plant	保留林木数 Reserved tree numbers	幼苗 Seedling	中龄植株 Middle-aged plant	成年植株 Adult plant	边缘校正率 Edge correction ratio(%)
A	214	39	144	30	189	37	128	24	11.7
B	301	52	188	61	257	55	188	14	14.6
C	204	40	132	32	176	36	111	29	13.7

Voronoi 图直观反映了贵州红山茶的空间分布及“影响圈”，从图 2 中可以看出 Voronoi 多边形面积大小各异，在聚集区内的较小，聚集区外的较大，且聚集区分散，由此说明种群具有随机的团块分布特征。而经边缘校正后，在样地 B 中虽出现聚集区面积缩小，但只是去除了边缘效应的干扰，并未改变种群分布的总体特征。



A、B、C 为样地编号。下同

A, B, C are sample numbers. The same below.

图 2 贵州红山茶种群边缘校正

Fig.2 Edge correction results of *Camellia kweichowensis* population

1.3 点格局分析方法

本研究采用 Ripley' s $g(r)$函数分析方法，研究了贵州红山茶种群在不同尺度上的空间分布特征及其关联性。计算公式为：

$$g(r)=\frac{dK(r)}{dr}\cdot\frac{1}{2\pi r}$$

式中，$g(r)$是 $K(r)$函数（Ripley' s K）的衍生函数，这与传统方法相比较，采用圆环代替圆的计算方法，能够有效消除小尺度的"累积效应"，在研究种群空间格局方面得到广泛认同（Stoyan D et al., 1994; 马志波等，2017）。

研究通过 99 次 Monte Carlo 随机模拟计算出 99%的置信区间，并绘制上下包迹线。式中，r 为空间尺度，当 $g(r)$值高于上包迹线时，表示植株为集群分布；当 $g(r)$值位于上下包迹线之间，则表示植株为随机分布；当 $g(r)$值低于下包迹线时，表示植株为均匀分布。

以贵州红山茶植株基径数据为标记值，采用双变量成对相关函数方法，分析计算其种群在不同发育阶段条件下，植物个体之间的空间关联性特征值（拓锋等，2020；李苏等，2022；唐风，2022）。计算公式如下：

$$g_{1\,2}(r)=\frac{dK_{1\,2}(r)}{dr}\cdot\frac{1}{2\pi r}$$

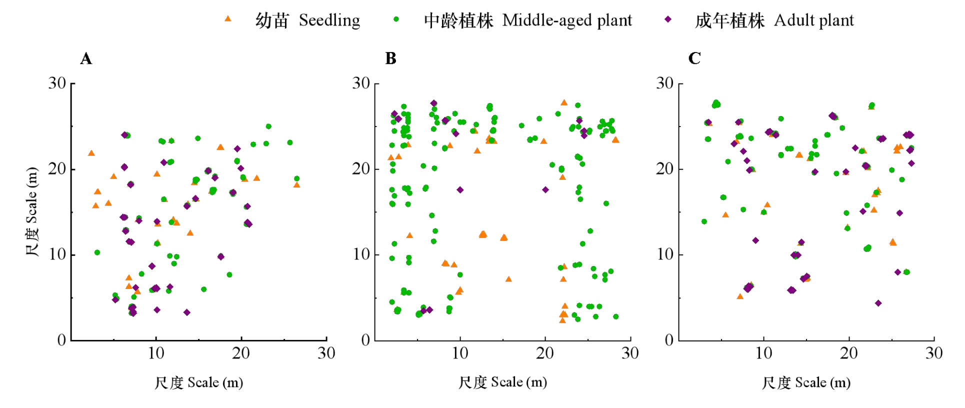
式中，1 和 2 分别代表贵州红山茶种群的不同发育阶段。当 $g_{1\,2}(r)$=1 时，表明不同发育阶段个体在 r 尺度范围无相关；当 $g_{1\,2}(r)$＞ 1 时，表明种群的不同发育阶段个体在 r 尺度范围呈正相关；当 $g_{1\,2}(r)$＜1 时，表明种群不同发育阶段个体在 r 尺度范围为负相关关系。

该计算结果虽能反映出种群植株因密度效应而引起种群数量的减少以及个体生长发育受限的问题，可用于分析检测种群内部不同个体间的相互促进或相互竞争关系。但由于 $g(r)$函数是非聚集性函数，考虑到贵州红山茶分布区地理环境地势陡峭，环境因子可能对种群空间分布格局及其关联性存在一定的影响，因此采用了完全随机模型（complete spatial randomness，CSR）和异质泊松模型（Heterogeneous Poisson，HP）来验证实际观测值与理论值之间的偏离程度。

2 结果与分析

2.1 贵州红山茶种群数据调查与空间格局分析

种群空间分布格局如图 3 所示，贵州红山茶种群分布格局在整体上存在较为明显的聚集性，且不同样地生境中的种群个体分布存在一定的差异。经调查统计，样地 A、B、C 种群密度分别为 0.236 7 plants·m^{-2}、0.334 4 plants·m^{-2}、0.226 7 plants·m^{-2}。经过边缘校正后，样地 A 中植株数量共计 189 株，幼苗、中龄植株、成年植株分别为 37、128、24 株，种群在小尺度下（0～5 m）表现出一定的集群分布特征，但程度较为微弱，随着尺度的增大而转变为随机分布。样地 B 中植株数量为 257 株，幼苗、中龄植株、成年植株分别有 55、188、14 株，整体以聚集分布为主，且聚集程度较高，但其成年植株数量稀少，存在龄级空白。样地 C 中有 176 株（幼苗 36 株、中龄植株 111 株、成年植株 29 株），其植株多为集群分布，但聚集度较低且伴有一定尺度上的随机分布。散点图分析能够在一定程度上反映出不同样地中贵州红山茶的种群分布情况，但对于其种群的分布类型及集群强度等方面的精确判断，需要进一步对其进行空间点格局分析确认。



幼苗：DBH＜1 cm；**中龄植株：**1 cm≤DBH＜6 cm；**成年植株：**6 cm≤DBH。下同

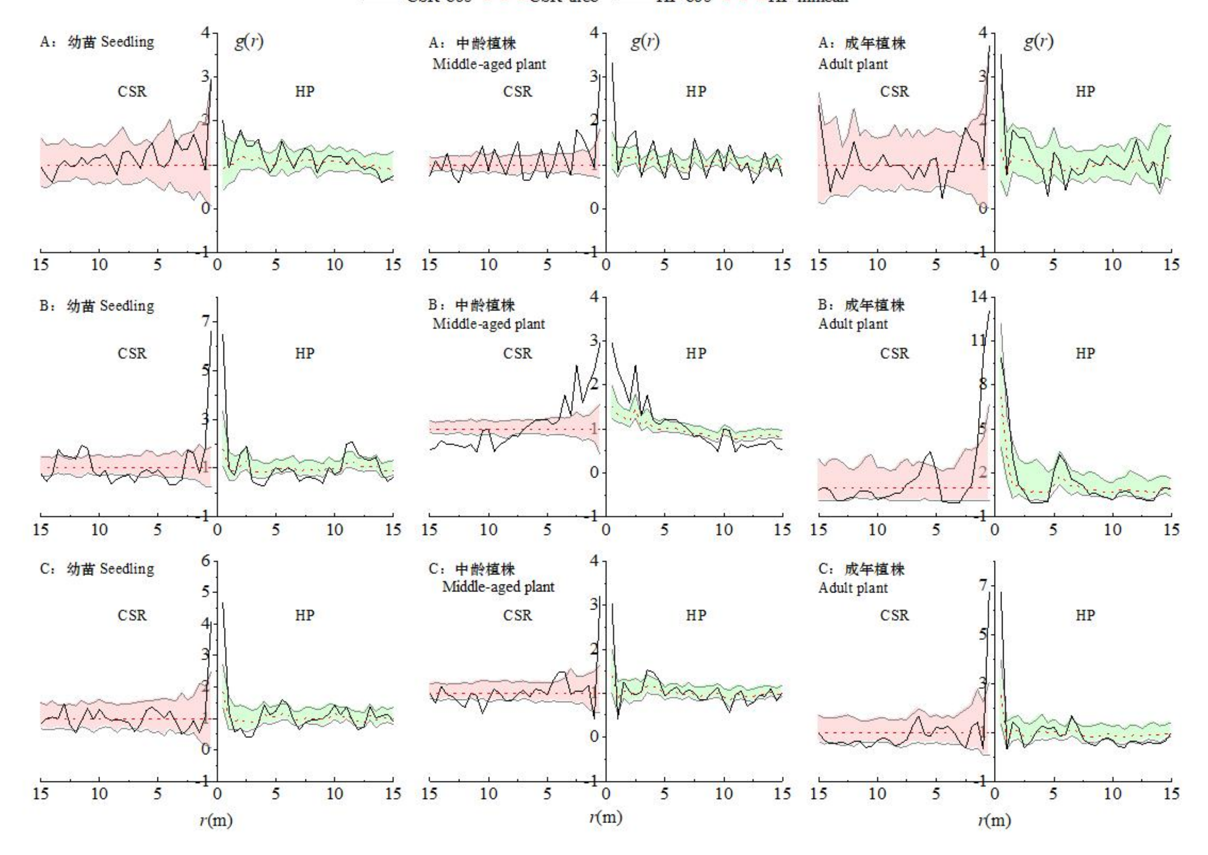
Seedling: DBH＜1 cm; **Middle-aged plant:** 1 cm≤DBH＜6 cm; **Adult plant :** 6 cm≤DBH. The same below.

图 3 贵州红山茶种群空间分布格局

Fig.3 Spatial distribution pattern of *Camellia kweichowensis* population

2.2 贵州红山茶不同发育阶段植株的分布特征

研究发现，在完全随机模型（CSR）中，种群各阶段植株在较小尺度下均表现出较强的集群分布，随着分布尺度的增加逐渐转为随机分布的趋势，并在去除环境异质性（HP）后种群集群分布的尺度有所扩大。如图 4 所示，种群幼苗植株在整个研究尺度中以随机性分布为主，但在小尺度上表现为强度较高的集群分布，经去除环境异质性后，集群分布尺度略有扩大。此后随着尺度增加转变为随机分布，随机性强度样地 A＞样地 C＞样地 B。种群中的中龄植株分布在不同生境中存在显著的差异。在样地 A、C 中仅在极小尺度下为较强的集群分布，其余尺度上种群整体分布随机性较强，并伴有部分尺度上的集群分布和均匀分布。而样地 B 中的中龄植株在 0～6 m 的分布尺度均为集群分布，且集群尺度和集群强度均高于样地 A 和样地 C，在 6～7.5 m 为随机分布，7.5～12 m 为均匀分布，去除环境异质性后大尺度均匀性有所减弱。此外研究发现三个样地的中龄植株在 CSR 和 HP 两种模型中种群分布特征均有一定程度的差异，由此说明环境异质性对该阶段植株生长发育有影响。种群成年植株与幼苗、中龄植株相比较其集群性明显减弱，植株多以随机分布为主，随着尺度增大逐渐趋向均匀分布。



注：**CSR** 为完全随机模型，**HP** 为异质泊松模型，**obs** 代表 $g(r)$函数观测值，阴影部分表示拟合置信区间。下同。
Notes: CSR is Complete Spatial Randomness, **HP** is Heterogeneous Poisson, **obs** represent the observations of the $g(r)$ function and shaded areas indicate the fit confidence interval. The same below.

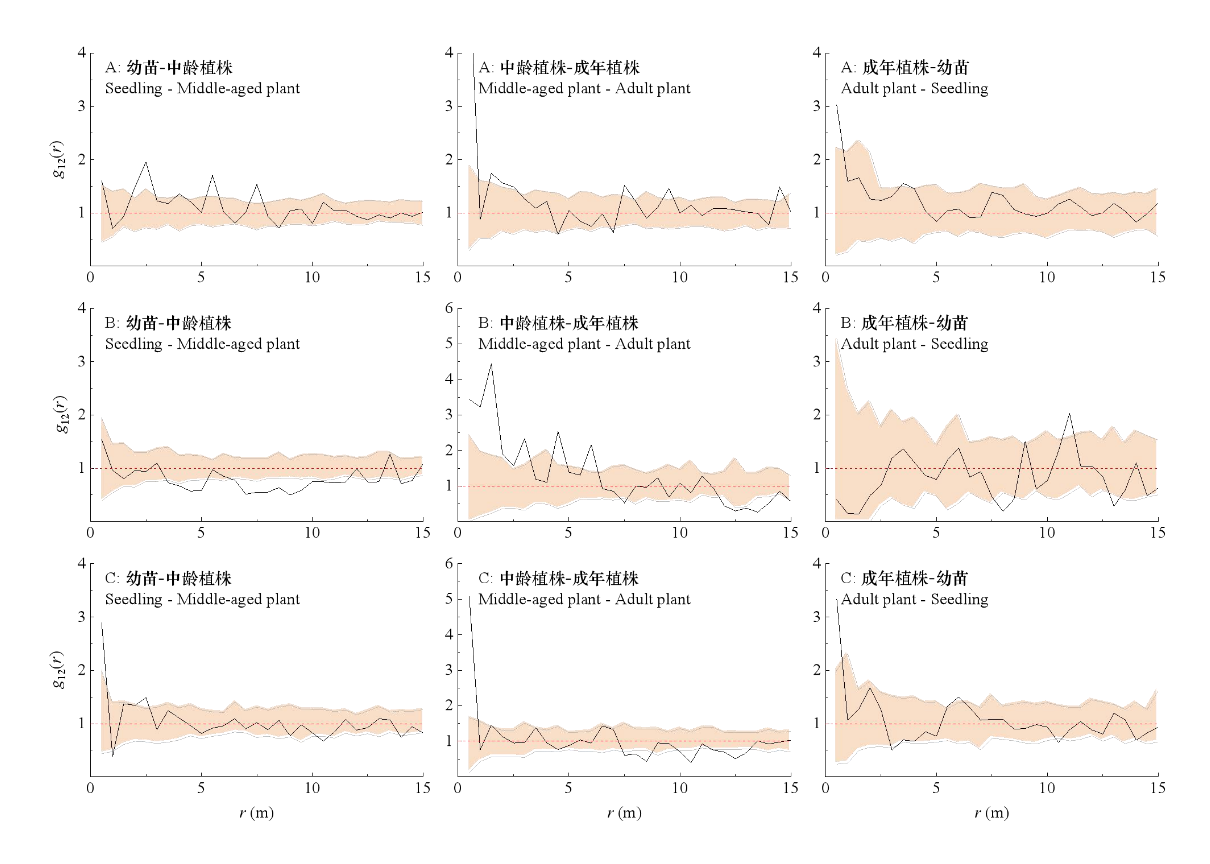
图 4 贵州红山茶种群不同阶段植株在完全随机（CSR）和异质泊松（HP）模型下的空间分布

Fig.4 Spatial distribution of different stage plants in *Camellia kweichowensis* population under Complete Spatial Randomness (CSR) and Heterogeneous Poisson (HP) models

2.3 贵州红山茶不同发育阶段个体的关联性分析

不同发育阶段植株的贵州红山茶植株个体，在小尺度上以正相关为主，随着尺度增加逐渐转为无相关或负相关关系，且关联性逐渐减弱（图 5）。种群幼苗－中龄植株阶段在不同样地中差异较大，在样地 A 中 0～7 m 的尺度上两者以正相关为主，＞7 m 后逐渐转变为无相关或微弱的负相关关系；在样地 B 中关联性表现为“正相关－负相关－正相关”特征，在 3～12.5 m 尺度上则以负相关为主。而样地 C 的幼苗－中龄植株阶段相关性则较弱，仅在极小尺度下表现出一定的正相关关系。中龄－成年植株在样地 A、样地 C 中空间关联性较为相似，整体由强的正相关转为弱的负相关。而在样地 B 中则大致以 6 m 为界，在＜6 m 的尺度范围内为显著正相关，在 6～12 m 呈无明显相关性，在 12 m 后开始转变为负相关关系。成年－幼苗植株在样地 A、样地 C 中植株虽有一定尺度上的负相关关系，但总体以正相关为主，而在样地 B 中成年－幼苗植株则表现为“正相关－负相关”交替出现，且存在峰值。

此外，从三个样地种群相邻植株的空间关联性强度分析，在种群结构较为完整的样地 A 和样地 C 中，各阶段植株相关性变化趋势基本一致，而样地 B 中各阶段空间相关性变化差异大，由此表明样地 B 中种群结构稳定性较差。



黑色实线代表 $g_{12}(r)$函数观测值，红色虚线代表理论值 $g_{12}(r) = 1$；$g_{12}(r)$＞1 为正相关关系；$g_{12}(r)$＜1 为负相关关系；$g_{12}(r)$=1 为无相关性。

Black solid line represent the observations of the $g_{12}(r)$ function and red dotted line represent the theoretical value $g_{12}(r) = 1$; Positive if $g_{12}(r) > 1$, $g_{12}(r) < 1$ is negative; $g_{12}(r) = 1$ there is no correlation.

图 5 贵州红山茶种群不同发育阶段个体间的空间关联性

Fig.5 Spatial association in different developmental stages of *Camellia kweichowensis* population

3 讨论与结论

3.1 “小尺度聚集－大尺度随机”是贵州红山茶种群结构分布的主要特征

植物种群空间分布格局是种群对其生物学特性与环境异质性的响应机制，其中包括种子散布方式及效率、种内－种间竞争以及生境异质性等因素的影响，共同构造了多样化的分布格局（Shen et al., 2013）。贵州红山茶种群空间分布格局的“小尺度聚集－大尺度随机”特征显著，与大多数被子植物的物种分布格局相似，如乔木锐齿槲栎（邱婧等，2022）、盐蒿（李苏等，2022）等，这是由于物种的生存需求所致。首先表现在种子扩散限制方面，野生植物种群主要依赖于种子繁殖，种子功能性状与扩散方式是影响物种生活型的重要因素。贵州红山茶种子为蒴果，其成熟果实或种子在脱离母体后，自然散落在母株周围，因此植株空间分布大致以 2 m 尺度为临界点，尺度在 0～2 m 范围内形成明显的集群分布，这一现象与当前有关蒴果类（或自体传播类）的相关研究结论一致，如秤锤树（董鹏等，2022）、红花瘤果茶（郭米香等，2019）等的研究报道。

其次是在物种存活机制方面，贵州红山茶主要位于亚热带常绿阔叶落叶混交林中的亚乔木层和灌木层（安明态，2005），幼苗植株资源获取能力弱、风险抵御力较低，集群分布能增加种群对外部干扰和资源竞争压力的抵御能力，增强群体优势，增加种群存活率。但在种群发展扩散进程中过度的种内自疏作用却极易造成种群陷入既要应对激烈的种间资源争夺，又要克服内部的竞争制约的两难境地，这无疑增加了种群扩散的难度（董鹏等，2022）。植物种群的空间分布格局是多因素综合作用的结果，不仅反映着种群对环境的适应策略，也揭示了生态系统中复杂的种间互动和资源分配机制。随着种群个体年龄的增长，种内种间竞争随之升级，密度制约作用急剧增加，从而导致植株数量递减（谢锭淇等，2022）。因此伴随着生长周期推进，中龄阶段植株由聚集分布逐渐向随机

分布转换。

种群空间分布格局与种群边缘效应、人为干扰、物种内源演替机制以及空间尺度等因素密切相关，在不同尺度下的种群分布特征存在着显著差异（Condit et al., 2000）。生境异质性往往是影响种群空间分布的重要因素（张俪文，2012），通过进一步的研究分析，在去除外界环境影响的HP模型中，贵州红山茶各年龄阶段植株分布的随机性显著提升，其小尺度上的集群分布范围亦有所扩大。特别是成年植株，在去除环境异质性后，空间分布的均匀性特征逐渐凸显，由此可以看出，环境异质性是贵州红山茶种群空间分布的关键影响因素之一。林缘、林隙、光斑等生境因素常伴随着资源的富集，能在一定程度上促进生物多样性增强（蔡杨新等，2017），特别是样地尺度较小的情况下，差异更为显著（于帅等，2023）。贵州红山茶自然分布种群生存需求特殊，分布区域狭限性特征明显。而经过边缘校正分析，发现并未改变种群分布的总体特征，却在去除边缘点增强种群数据准确性的同时，种群小团块分布特征更加明显。

3.2 贵州红山茶种群内"小尺度正相关逐步过渡到大尺度负相关"动态特征明显

种群内不同发育阶段个体间的空间关联性分析，是研究特定时期内种群个体在空间配置上相互关系的重要手段（Shields et al., 2014），能有效地判定和揭示种群存活现状和种内竞争作用机制。一般来说，种群的中龄、成年植株的结实率对幼苗植株数量和相对空间分布位置起决定性作用，同时幼苗植株的数量规模及其地理位置又是种群中龄、成年植株补给更新和分布格局的核心要素，因此种群植株大多在小尺度下均具有一定的正相关关系，特别是自体传播或蒴果物种。一般由于传播范围的有限性，随着尺度的扩大，相关性逐渐减弱。但在天然种群中往往随着植株成熟度的增加，植株对光照、水分及生存空间等关键生存资源和生存空间的需求量增大，种群密度限制作用越发明显，种内竞争压力加剧，幼苗与中龄、成年植株间的互利共生关系逐渐被竞争关系取代，个体间相关性转变。特别是在中龄－成年植株之间表现明显，中龄植株是贵州红山茶种群的核心部分，是植株生长发育的关键期，种内资源竞争尤为激烈。因此，包括贵州红山茶在内的大多数野生植物种群均具有明显的"小尺度正相关，大尺度负相关"的动态特征，且小尺度关联性随着尺度增加而逐渐减弱，直至转变为负相关关系。

种群内不同发育阶段个体间的空间关联性受到多种因素的影响，包括生境条件、资源竞争以及人为干扰等。人为干扰常伴随着种群更新发展受阻（刘凯，2020），在贵州红山茶的原生群落中，样地C的自然植被保护最为完好，人类活动影响小，因此除在极小尺度上受物种独特传播方式的影响外，其余尺度上各发育龄级阶段 $g_{12}(r)$值大致围绕 $g_{12}(r)=1$ 上下波动，空间上的聚集或分离效应不明显。相比之下，样地B则受到较高频率人为活动的干扰，特别是人类的选择性采伐活动，对中龄、成年植株之间的竞争态势产生重要影响。同一龄级种群中，不同生境下资源条件或人为干扰等因素的不同，种群个体空间关联性也会有所变化。采伐后的植株虽能通过新生萌蘖苗在一定程度上表现出补充延续中龄植株，形成正向的生态补偿关系。但过度采伐极易破坏种群结构的稳定性，甚至可能直接导致种群内部出现龄级断层现象，并且在生境遭遇干扰条件下种群结构的整体稳定性相对较弱。因此，加强贵州红山茶自然分布区的就地保护和适当控制减少人为生产建设活动因素的干扰等，对于维护其植物多样性繁育和种群健康连续至关重要。

3.3 改善分布区种群生境条件和加强迁地保育及回归栽培是贵州红山茶保护利用的基本前提

种子生物学特性和自然环境因素是导致贵州红山茶分布区狭限及其物种稀有濒危的主要原因，深入开展稀有濒危植物基因序列、生物学功能及其进化规律的研究，科学评价其种质资源和探索种质利用新途径是当前阶段一项至关重要的科学命题（中国科学院重大交叉前沿领域战略研究组，2011；中国科学院，2013），而植物迁地保护是稀有濒危植物实施生物学基础研究和资源保育的高效策略之一，是推动植物种质改良创新及其可持续开发利用的重要科研实践。贵州红山茶得益于其独特的地理生态环境条件，在植物进化过程中形成了鲜明的物种特色，其树姿优雅、树冠秀美、花朵鲜艳、盛花期集中、果实硕大且营养物质含量丰富，颇具观赏特性和经济植物开发价值。但由于其种群分布地域狭窄且生境脆弱，其种群空间分布格局及其关联性深受物种生物学特性、种内种间相互作用、生境条件及人类活动的多重影响，因此随着空间尺度扩大和发育阶段的推进，种群分布逐渐转为随机分布，能够顺利成长为中龄和成年植株的种群数量有限，种群自然扩散与向外拓展受到限制。为此，建议改善自然分布区生境条件和加强迁地保育栽培试验，抚育种群幼苗生长和保障幼苗补给，以保障其自然分布种群的稳定增长和物种多样性保护利用的科学基础，同时采集不同分

布区域（不同样地）的种子进行育苗和引种栽培，建立能够有效保持遗传多样性的迁地保护种群（Pn≧Lf·Ee·Am）（邹天才等，2021）并繁育利用，促进其种质资源的高效保护与创新应用，以为其生物多样性资源保护利用及地区经济社会发展提供种质材料和科学基础。

参考文献

AN MT, 2005. Present status of the natural resource of Camellias in Guizhou Province [J]. Guizhou Forestry Science and Technology, (2): 26-29. [安明态，2005．贵州自然分布山茶属植物的资源现状 [J]．贵州林业科技，（2）：26-29．]

BADDELEY A, RUBAK E, TURNER R, 2016. Spatial point patterns: methodology and applications with R [M]. Boca Raton, FL, USA: CRC Press.

Biodivesity Committee, Chinese Academy of Sciences. Species 2000 catalogue of life China, catalogue of life China 2024 annual checklist. [R/OL] http://www.sp2000.org.cn/species/ [中国科学院生物多样性委员会（BC-CAS），物种 2000/中国生物物种名录（2024 年），[R/OL] http://www.sp2000.org.cn/species/]

BROWN C, LAW R, ILLIAN J B, et al., 2011. Linking ecological processes with spatial and non-spatial patterns in plant communities [J]. Journal of Ecology, 99(6): 1402﹣1414.

CAI YX, HUANG MZ, XU LD, et al., 2017. Gap edge effects on population size and structure in *Castanopsis fissa* natural forest [J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 35(1): 31-36. [蔡杨新，黄梅珍，许鲁东，等，2017．闽粤栲天然林种群数量与结构的林隙边缘效应 [J]．四川农业大学学报，35（1）：31-36．]

CHEN C, TANG GD, DONG XQ, et al., 2024. Spatial distribution pattern and correlation of dominant populations in the shrub layer of Fengshui forest in Leizhou Peninsula, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 35(2): 371-380. [陈材，唐光大，董晓全，等，2024．雷州半岛风水林灌木层优势种群空间分布格局与关联性 [J]．应用生态学报，35（2）：371-380．]

CHEN ZP, 2008. The study on the relationship between Guizhou endemic plant *Camellia kweichowensis* & Aluminumin soil and conservation strategy [D]. Guiyang: Guizhou Normal University. [陈志萍，2008．贵州特有植物贵州红山茶 *Camellia kweichowensis* 与土壤铝关系及其保护对策的研究 [D]．贵阳：贵州师范大学．]

Chinese Academy of Sciences, 2013. Vision 2020: The emerging trends in science & technology and strategic option of China [M]. Beijing: Science Press: 112-114. [中国科学院．2013，中国科学院科技发展新动态与面向 2020 年的战略 [M]．北京：科学出版社：112-114．]

Condit R, Ashton PS, Baker P, et al., 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J]. Science, 288(85470): 1414-1418.

CUI YH, HAN YZ, ZHANG MT, et al., 2021. Spatial pattern and interspecific association of tree species in coniferous and deciduous broad-leaved mixed forest under different disturbance intensities [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 32(6): 2053-2060. [崔玉华，韩有志，张梦弢，等，2021．不同干扰强度下针阔混交林树种空间格局及种间关联性 [J]．应用生态学报，32（6）：2053-2060．]

DONG P, PENG ZQ, ZHU H, et al., 2022. Spatial distribution patterns and interspecific correlation of *Sinojackia xylocarpa* in Laoshan Mountain of Nanjing [J]. Guihaia, 42(2): 247-256. [董鹏，彭智奇，朱弘，等，2022．南京老山秤锤树空间分布格局及种间关联性 [J]．广西植物，42（2）：247-256．]

Guizhou Provincial People's Government network. List of wild plants under key protection in Guizhou Province [R/OL]. On November 28, 2023. https://www.guizhou.gov.cn/zwgk/zcfg/szfwj/qff/202312/t20231204_83177170.html. [贵州省人民政府网．贵州省重点保护野生植物名录 [R/OL] https://www.guizhou.gov.cn/zwgk/zcfg/szfwj/qff/02312/t20231204 83177170.html. 2023.11.28.]

GUO MX, YANG NK, LIU HY, et al., 2019. Spatial distribution pattern and quantitative dynamics of the endemic plant *Camelia rubituberculata* in Guizhou Province [J]. Guihaia, 39(10): 1359-1369. [郭米香，杨乃坤，刘海燕，等，2019．贵州特有植物红花瘤果茶种群空间格局及数量动态研究 [J]．广西植物，39（10）：1359-1369.]

HE CM, LIU RQ, YANG ZC, et al., 2021. Species composition and community structure of warm temperate deciduous broadleaved forests in Huangguan of Qinling Mountains, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 32(8): 2737-2744. [何春梅，刘润清，杨治春，等，2021．秦岭皇冠暖温性落叶阔叶林物种组成与群落结构 [J]．应用生态学报，32（8）：2737-2744．]

HONG DY, 2016. Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept [J]. Biodiversity

Science, 24(9): 979-999. [洪德元．2016．生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念 [J]．生物多样性，24（9）：979–999．]

HU GP, WANG GP, HAN TS, et al., 2013. Study on the cutting propagation experiment on endemic to Guizhou *Camellia kweichowensis* Chang [J]. Anhui Agric Sci, 41(15): 6631-6633. [胡光平，王桂萍，韩堂松，等，2013．贵州特有种贵州红山茶扦插繁殖研究 [J]．安徽农业科学，41（15）：6631-6633．]

LI JP, FENG Y, ZHAO CY, et al., 2014. Quantitative analysis of stand spatial structure of Cunninghamia lanceolata non-commercial forest based on Voronoi diagram [J]. Journal of Beijing Forestry University, 36(4): 1-7. [李际平，封尧，赵春燕，等，2014．基于 Voronoi 图的杉木生态公益林空间结构量化分析 [J]．北京林业大学学报，36（4）：1-7.]

LI S, ZHANG DH, ZHANG ZS, et al., 2022. Spatial distribution pattern and correlation of *Artemisia halodendron* populationin Horqin Sandy Land, China [J]. Biotic Resources, 44(1): 63-72. [李苏，张定海，张志山，等，2022．科尔沁沙地盐蒿种群的空间分布格局及关联性 [J]．生物资源，44（1）：63-72.]

LI YL, ZHANG L, YANG XB, et al., 2017. Study on spatial distribution and population dynamics of wild tea in Hainan island [J]. Forest Resources Management, (2): 81-87. [李苑菱，张丽，杨小波，等，2017．海南岛野生茶树空间分布及种群动态研究 [J]．林业资源管理，（2）：81-87.]

LIU K, 2020. The impacts of climate change and anthropogenic disturbances on forest composition and structure of the mixed Korean pine and broad leaf forests of the Xiaoxing'an Mountains [D]. Northeast Normal University. [刘凯，2020．气候变化与人为干扰对小兴安岭阔叶红松林树种组成和结构的影响 [D]．东北师范大学.]

LIU S, ZHANG J, LI JJ, et al., 2017. Edge correction of Voronoi diagram in forest spatial structure analysis [J]. Scientia Silvae Sinicae, 53(1): 28-37. [刘帅，张江，李建军，等，2017．森林空间结构分析中基于 Voronoi 图的样地边缘校正 [J]．林业科学，53（1）：28-37.]

MA ZB, XIAO WF, HUANG QL, et al., 2017. A review of point pattern analysis in ecology and its application in China [J]. Acta Ecologica Sinica, 37(19): 6624-6632. [马志波，肖文发，黄清麟，等，2017．生态学中的点格局研究概况及其在国内的应用 [J]．生态学报，37（19）：6624-6632.]

MCINTIRE E J B, FAJARDO A, 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns [J]. Ecology, 90(1): 46-56.

Min Tianlu, Bartholomew, 2008. Flora of China, Vol. 12 [M]. Beijing: Science Press. 366-412.

PAN YF, ZHUO WH, JIANG Y, et al., 2023. Spatial distribution pattern and correlation analysis of *Cyclobalanopsis glauca* dominant population in karst hills of Guilin ［J］. Guihaia, 43(3): 527-535. [盘远方，卓文花，姜勇，等，2023．桂林岩溶石山青冈优势种群空间分布格局及关联分析［J］. 广西植物，43（3）：527-535.]

QIU J, HAN AX, HE CM, et al., 2022. Spatial distribution pattern and intraspecific association of the dominant species *Quercus aliena* var. *acutiserrata* in Qinling Mountains, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 33(8): 2035-2042. [邱婧，韩安霞，何春梅，等，2022．秦岭优势乔木锐齿槲栎的空间分布格局及种内关联 [J]．应用生态学报，33（8）：2035-2042.]

SHEN GC, HE FL, WAAGEPETERSEN R, et al., 2013. Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering on spatial distributions of tree species [J]. Ecology, 94: 2436-2443.

SHIELDS JM, JENKINS MA, SAUNDERS MR, 2014. Age distribution and spatial patterning of an invasive shrub in secondary hardwood forests [J]. Forest Science, 60:830-840.

TA F, LIU XD,LIU RH, et al., 2020. Quanitative dynamics of *Picea crasjfolia* populaion in Dayekou basin of Qilian Mountains [J]. Aeta Eeologica Sinica ,44(11): 1172-1183. [拓锋，刘贤德，刘润红，等，2020．祁连山大野口流域青海云杉种群空间格局及其关联性 [J]．植物生态学报，44（11）：1172-1183.]

TANG F, 2022. A study on seed characteristics and population structure dynamics of *Camellia kweichowensis* H. T. Chang [D]. Guiyang: Guizhou University. [唐凤，2022．贵州红山茶种子特性和种群结构动态特征的研究 [D]．贵阳：贵州大学.]

TANG F, ZOU TC, YANG NK, et al., 2022. Population structure and dynamics analysis of rare and endangered plant *Camellia kweichowensis* [J]. Guihaia, 42(3): 520-529. [唐凤，邹天才，杨乃坤，等，2022．稀有濒危植物贵州红山茶种群结构及数量动态变化的研究 [J]．广西植物，42（3）：520-529.]

The Strategic Research Group on Major Cross-cutting and Frontier Areas, Chinese Academy of Sciences, 2013. China's development road map for major crossover frontier science and technology by 2050

[M]. Beijing:Science Press: 124-1262. [中国科学院重大交叉前沿领域战略研究组，2011．中国至2050 年重大交叉前沿科技领域发展路线图 [M]．北京：科学出版社：124-126.]
WANG BY, YU SX, 2005. Spatial pattern and interspecific association of tree species in coniferous and deciduous broad-leaved mixed forest under different disturbance intensities [J]. Aeta Eeologica Sinica , (2): 235-241. [王本洋，余世孝，2005．种群分布格局的多尺度分析[J]．植物生态学报，（2）：235-241.]
WANG GH, PAN Y, QIN GL, et al., 2021. Population structure and spatial distribution pattern of *Kmeria septentrionalis* an endangered species, in karst habitat [J]. Forest Research, 34(3): 81-87. [汪国海，潘扬，覃国乐，等，2021．喀斯特生境中濒危植物单性木兰种群结构及空间分布格局研究 [J]．林业科学研究，34（3）：81-87.]
WANG ZC, LI YX, MENG YB, et al., 2022. Responses of spatial distribution patterns and associations of *Larix gmelinii* and *Populus davidiana* mixed forests in Daxing’an mountains to different tending thinning intensities [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 42(2): 75-83. [王子纯，李耀翔，孟永斌，等，2022．大兴安岭落叶松白桦混交林空间分布格局及其关联性对间伐强度的响应 [J]．中南林业科技大学学报，42（2）：75-83.]
WIEGAND T, MOLONEY AK, 2012. Handbook of spatial point pattern analysis in ecology [M]. Taylor and Francis, USA: CRC Press.
XIE DQ, HUANG RZ, XU H, et al., 2022. Spatial distribution pattern and association of *Sapindus saponaria* in Fengshui Forest, Leizhou Peninsula [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 30(1): 31-40. [谢锭淇，黄锐洲，许涵，等，2022．雷州半岛风水林中无患子的空间分布格局与空间关联性 [J]．热带亚热带植物学报，30（1）：31-40.]
YU S, CAI TJ, ZHANG PD, et al., 2023. Scaling effects of edge correction methods on spatial structure parameters [J]. Scientia Silvae Sinicae, 59(10): 57-65. [于帅，蔡体久，张丕德，等，2023．边缘校正方法对空间结构参数影响的尺度效应 [J]．林业科学，59（10）：57-65.]
ZAHNG J, HAO ZQ, SONG B, et al., 2007. Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains [J]. Chinese Journal of Applied Ecolog, 18(8): 1681-1687. [张健，郝占庆，宋波，等，2007．长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性 [J]. 应用生态学报，18（8）：1681-1687.]
ZHANG HD, 1998. Flora Reipublicae Popularis Siniceae [M]. Beijing: Science Press, 49(3): 6-194. [张宏达，1998．中国植物志 [M]．北京：科学出版社，49（3）：6-194.]
ZHANG LW, 2012. The impact of environmental spatial heterogeneity on species spatial distribution and community structure [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. [张俪文，2012．环境空间异质性对物种空间分布和群落结构的影响 [D]．北京：中国科学院大学.]
ZOU TC, LI YY, HONG J. et al., 2021. Species diversity conservation and utilization of Guizhou rare and endangered spermatophyta [J]. Guihaia, 41(10): 1699-1706. [邹天才，李媛媛，洪江，等，2021．贵州稀有濒危种子植物物种多样性保护与利用的研究 [J]．广西植物，41（10）：1699-1706.]